УДК 576.893.192.1

жизненные циклы и распределение нуклеиновых кислот в стадиях эндогенного развития кокцидий (соссідіта, еімекітае) песчанок виноградова

М. А. Мусаев, С. Г. Исмаилов, Г. Д. Гаибова

Лаборатория протистологии Института зоологии АН АзербССР, Баку

Изучены жизненные циклы трех кишечных кокцидий Eimeria arabiana, E. bistratum, E. poljanski из песчанки Виноградова. У каждого вида установлены количество агамных генераций, сроки появления эндогенных стадий и выделения первых ооцист, локализация. Детально описаны последовательные фазы роста и развития шизонтов разных генераций, макрогамет и микрогаметоцитов. Методами качественной цитохимии изучено распределение ДНК и РНК на разных стадиях эндогенного развития всех трех вилов кокпилий.

Цитохимическое исследование нуклеиновых кислот в жизненном цикле кокцидий представляет определенный интерес в плане выявления метаболических особенностей кокцидий на разных стадиях их развития, установления изменений, происходящих в ядре и цитоплазме кокцидий, а также позволяет выяснить, являются ли обнаруженные цитохимические закономерности общими для кокцидий из разных хозяев. За последнее время изучены жизненные циклы кокцидий многих грызунов (Мусаев и Вейсов, 1965; Todd, Hammond, 1968а, 19686; Musajev, Ismailov, 1971; Todd, Lepp, 1971; Исмаилов, 1974). Сведений по цитохимии кокцидий грызунов очень мало (Гаибова, 1972а).

В настоящем исследовании нами была предпринята попытка цитохимическими методами проследить, как происходит распределение нуклеиновых кислот на различных стадиях эндогенного развития следующих трех видов кокцидий песчанок Виноградова (Meriones vinogradovi Hept): Eimeria arabiana Vejsov, 1961; E. bistratum Vejsov, 1961; E. poljanski Vejsov, 1961. Цитохимическое исследование проводилось одновременно с изучением жизненных циклов указанных видов кокцидий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исходный материал для заражения песчанок Виноградова был получен от спонтанно зараженных животных, отловленных в зоне Джульфы. Песчанок Виноградова в течение 4 лет разводили в лаборатории. Стерильных в отношении кокцидий песчанок заражали соответственно одной ооцистой *E. arabiana*, *E. bistratum* и *E. poljanski*. Полученный таким образом однородный заразный материал использовали для дальнейших опытов.

Как правило, в эксперименте для получения достаточного количества эндогенных стадий песчанок заражали большой дозой ооцист (10 000—25 000). Вскрытие животных производили в различные сроки препатентного периода, а также в первые дни патентного (всего вскрыто 43 животных, в том числе после заражения *E. arabiana* и *E. bistratum* по 12, *E. poljanski* — 19). У всех песчанок просматривали кишечный тракт от

двенадцатиперстной до прямой кишки, а также печень и желчный проток. Через каждые 4—5 см брали кусочки кишечника длиной в 0.5—1 см, фиксировали жидкостями Карнуа и Ценкера и далее обрабатывали по обычной методике, после чего из них приготавливали парафиновые срезы толщиной 5 мкм. Параллельно из соответствующих участков кишечника делали отпечатки и фиксировали их смесью Шаудина.

Для выяснения морфологических особенностей эндогенных стадий кокцидий препараты окрашивали железным гематоксилином, по Гейденгайну, и азур-эозином по Нохт-Максимову (Ромейс, 1953). ДНК определяли по реакции Фельгена. Для выявления обеих нуклеиновых кислот применяли окрашивание галлоцианин-хромовыми квасцами и методику Браше с использованием метилового зеленого—пиронина (Пирс, 1962). Контрольные препараты для удаления РНК обрабатывали раствором кристаллической рибонуклеазы (1 мг/мл) при 37° в течение 1—2 час. Все цифровые данные, приведенные в статье, статистически обработаны.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

 $E.\ a\ r\ a\ b\ i\ a\ n\ a.$ Эндогенные стадии развития $E.\ arabiana$ локализуются в эпителиальных клетках слизистой оболочки двенадцатиперстной, тощей и верхнего отдела подвздошной кишки. Все стадии располагаются над ядрами эпителиальных клеток ворсинок и крипт (рис. $1,\ a$).

Первые сегментированные шизонты можно наблюдать в препаратах через 67-70 час. Они имеют слегка овальную форму, размеры их: $7.0-10.0~(8.92\pm0.022)\times6.0-9.0~(7.08\pm0.024)$ мкм. Эти шизонты распадаются на 8-16 мерозоитов. Мерозоиты имеют характерную, слегка серповидную

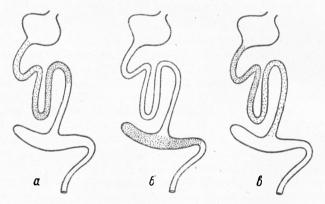


Рис. 1. Схематичное изображение кишечного тракта песчанки Виноградова.

Tочки — места локализации кокциций: a-E. arabiana; 6-E. bistratum; e-E. poljanski.

или веретенообразную форму. Один конец мерозоитов более острый, чем другой. Ядро лежит в центральной части мерозоита или ближе к его закругленному концу. К 90-му час. встречаются более крупные, овальные щизонты: $9.0-14.0~(11.05\pm0.177)\times7.0-12.0~(8.94\pm0.013)$ мкм; мерозоитов в таком шизонте 10-24~(рис. 2,~1a).

ДНК в сегментированных шизонтах располагается по периферии ядра, образуя сплошное кольцо, хорошо заметна кариосома, содержащая РНК. Цитоплазма и шизонтов, и мерозоитов демонстрирует высокую базофилию, обусловленную РНК.

Одновременно с шизонтами, т. е. к 90-му час., в местах локализации эндогенных стадий в большом количестве можно обнаружить гамонты

 $^{^{1}}$ Время появления **с**тадий жизненного цикла кокцидий указывается от момента заражения.

разных возрастов. При проведении реакции Фельгена ядро макрогаметы на всех фазах роста, за исключением самой ранней, остается неокрашенным. При окраске метиловым зеленым—пиронином наблюдается слабое зеленое окрашивание нуклеоплазмы ядра макрогаметы, что свидетельствует о наличии в ней ДНК. Причем, чем крупнее макрогамета, тем слабее в ее ядре окраска. При окраске галлоцианином в макрогаметах хорошо заметна ярко окрашенная кариосома, вокруг которой располагается светлая зона ядра, в цитоплазме видны многочисленные гранулы, интенсивно окрашенные. По мере роста макрогаметы окраска цитоплазмы ослабевает, но яркое окрашивание сохраняется в крупных периферических гранулах. Размеры взрослых макрогамет к моменту образования оболочек: $14.0-20.0~(17.19\pm0.169)\times11.0-16.0~(14.05\pm0.142)$ мкм (рис. 2,~26).

На ранних стадиях развития трофозоита (размеры $3.0-3.5\times2.0$ -2.5 мкм) молодые одноядерные микрогаметоциты трудно отличить не только от молодых одноядерных шизонтов, но и от молодых макрогамет. По мере роста микрогаметоцита происходит быстрое деление его ядер, которые размещаются в микрогаметоците как бы по спирали вокруг 3-5 цитоплазматических центров. В начале развития микрогаметоцита скопление ДНК, соответствующее будущему ядру микрогаметы, выглядит рыхлым, к концу микрогаметогенеза это скопление уплотняется, становится компактным и принимает вид запятой. Количество микрогамет в микрогаметопите от 50 до 100. В течение всего микрогаметогенеза цитоплазма микрогаметоцитов обладает высокой базофилией. Остаточное тело микрогаметопита богато РНК. Зрелые микрогаметоциты перед распадением имеют 11.0 - 14.0 $(13.52 + 0.221) \times 9.0 - 14.0$ следующие размеры: (11.04++0.204) мкм.

Первоначально (60—70 час.) все стадии располагаются в апикальной части ворсинок и криптах двенадцатиперстной, а также верхнего отдела тощей кишки. В более поздние сроки (90,114 и 138 час.) стадии перемещаются вдоль ворсинок в дистальном направлении и в то же время двигаются вниз по кишечному тракту. Таким образом, к концу инвазии (140—160 час.) макрогаметы и микрогаметоциты E. arabiana располагаются на вершинах

ворсинок верхнего отдела подвздошной кишки.

Первые ооцисты начинают выделяться через 95 час. Патентный период

длится 170—176 час. (7 суток).

 $E.\ b\ i\ s\ t\ r\ a\ t\ u\ m.$ Эндогенные стадии развития $E.\ bistratum$ локализуются в эпителии слепой и в восходящем отделе ободочной кишки, располагаясь под ядром эпителиальных клеток крипт (рис. $1,\ \delta$). В кишечнике хозяина эксцистированные спорозоиты начинают свое развитие через 20-30 час. К 60-65-му час. можно видеть зрелые, сегментированные шизонты овальной формы, с размерами $11.0-17.0\ (14.0\pm0.032)\times10.0-13.0\ (11.20\pm0.044)$ мкм. Эти шизонты распадаются на 18-32 серповидных мерозоита, один конец которых заострен, размеры их $9.0-14.0\ (11.17\pm0.106)\times1.5-2.0\ (1.81\pm0.094)$ мкм. Ядро лежит в центре мерозоита (рис. $2,\ 2a$). Наряду с этими мерозоитами мы наблюдали растущие трофозоиты, которые к 80-95-му час. созревали, сегментировались и превращались в относительно мелкие, по сравнению с предыдущими, шизонты: $10.0-15.0\ (11.54\pm0.88)\times7.0-11.0\ (8.80\pm0.102)$ мкм. Число мерозоитов, образующихся в таких шизонтах, равно 10-24, размеры их: $8.0-11.0\ (9.75\pm0.134)\times2.0-2.25\ (2.20\pm0.102)$ мкм.

В ядрах шизонтов обоих типов ДНК распределяется так же, как и в ядрах шизонтов E. arabiana. Что касается степени базофилии цитонлазмы шизонтов и мерозоитов E. bistratum, то она не отличается от тако-

вой у E. arabiana.

Гамонты встречаются в эпителии слепой и ободочной кишки через 93 час. Ядро макрогаметы Фельгена и галлоцианин негативно, но оно окрашивается метиловым зеленым. В цитоплазме макрогамет, начиная с самой ранней фазы их развития вплоть до образования оболочки, РНК выявляется в виде очень мелкой зернистости. Чем старше макрогамета, тем слабее окрашивается цитоплазма, но яркое окрашивание сохраня-

ется в периферических гранулах и кариосоме. К моменту образования оболочек макрогаметы достигают следующих размеров: 15.0-21.0 ($17.50\pm\pm0.112$)×13.0-17.0 (14.92 ± 0.034) мкм (рис. 2, 26).

В процессе развития микрогаметоцитов их ядра дают положительную реакцию Фельгена, а цитоплазма обнаруживает сильную базофилию, зависящую от РНК. Микрогаметы в количестве от 23 до 45 располагаются вокруг одного цитоплазматического центра. Размеры врелых микрогаметоцитов перед распадением: $14.0-18.0~(16.91\pm0.154)\times11.0-16.0~(12.40\pm0.168)~$ мкм.

Обычно и шизонты и гамонты скапливаются в глубинах крипт, образуя как бы отдельные очаги поражения кишечника.

Первые ооцисты начинают выделяться через 116 час.; патентный период длится 168—170 час. (7 суток).

 $E.\ poljanski$ локализуются над ядром эпителиальных клеток слизистой оболочки по всему тонкому кишечнику животного (рис. 1, e). Через 60-70 час. в препаратах можно было видеть зрелые шизонты размером $9.0-14.0\ (10.77\pm0.106)\times7.0-12.0\ (9.44\pm0.098)$ мкм с мерозоитами в количестве 8-20. Примерно через сутки, а именно к 82-94-му час., в срезах наблюдали значительно большее количество шизонтов размером $9.0-15.0\ (11.0\pm0.074)\times6.0-13.0\ (9.46\pm0.014)$ мкм, которые почти не отличались от описанных выше, количество мерозоитов в этих шизонтах $8-24\ ($ рис. $2,\ 3a)$. Мерозоиты обоих типов шизонтов имели слегка изогнутую форму, один конец заметно сужен. Ядро расположено в центре мерозоита. ДНК в ядрах сегментированных шизонтов и в «свободных» мерозоитах концентрируется по периферии ядра, образуя кольцо. Цитоплазма шизонтов и мерозоитов заполнена мелкими базофильными гранулами, что связано с наличием РНК, при этом суженный конец мерозоитов окрашивается более интенсивно.

Позднее, через 110—120 час., наблюдали большое количество как молодых, так и зрелых шизонтов. Сегментированные шизонты имели размеры: $9.0-12.0~(11.12\pm0.201)\times6.0-10.0~(8.01\pm0.212)$ мкм. Мерозоитов в таком шизонте 4—18.

Через 140 час. наблюдали вполне сегментированные шизонты, размером 13.0—17.0 (14.92±0.080)×10.0—16.0 (11.44±0.176) мкм, с мерозоитами в количестве 16—36. Позже (168—170 час.) шизонты больше не встречались. Распределение нуклеиновых кислот в шизонтах этих двух типов и в мерозоитах такое же, как и у описанных ранее.

Одновременно с шизонтами в препаратах, приготовленных через 94 часа, уже встречались молодые гамонты. К этому времени макрогаметы достигали размеров $3.9-7.8~(5.44\pm0.184)\times2.6-6.5~(4.57\pm0.142)$ мкм, и их ядра переставали давать положительную реакцию Фельгена, но они слабо окрашивались метиловым зеленым.

При окраске галлоцианином и метиловым зеленым—пиронином в макрогаметах хорошо заметна ярко окрашенная кариосома, вокруг которой располагается светлая («пустая») зона ядра, а затем многочисленные мелкие гранулы, заполняющие цитоплазму и интенсивно окрашенные соответственно в синий и розовый цвета. По мере роста макрогаметы окраска цитоплазматических гранул ослабевает, яркое окрашивание сохраняется только в кариосоме. К моменту образования оболочки, когда макрогаметы достигают размеров $14.0-26.0~(22.07\pm0.284)\times12.0-20.0~(15.84\pm0.253)$ мкм, гранулы разных размеров и мелкая зернистость, составляющая общий фон цитохимического окрашивания, заполняют всю цитоплазму и почти вплотную примыкают к кариосоме, которая, в свою очередь, заметно увеличивается (рис. 2, 36).

Развитие микрогаметоцитов и формирование микрогамет E. poljanski происходят по плану, общему для всех видов рода Eimeria. Сформировавшиеся микрогаметы в количестве 30-110 располагаются вокруг одного цитоплазматического центра. Размеры микрогаметоцитов 12.4-19.0 $(15.84\pm0.204)\times10.0-16.0$ (12.28 ± 0.232) мкм. Распределение нуклеиновых

кислот в процессе микрогаметогенеза E. poljanski не отличается от тако-

вого у других видов кокцидий (рис. 2, 36).

К концу препатентного и в начале патентного периодов стадии эндогенного развития *E. poljanski* заполняют почти все эпителиальные клетки ворсинок, очень часто в одной клетке располагаются по 2—3 стадии паразита. При этом эпителиальные клетки и сами ворсинки сильно деформируются. Выделение первых ооцист *E. poljanski* начинается через 114—120 час. и продолжается 284—332 час. (12—14 суток).

На контрольных препаратах, обработанных рибонуклеазой, отсутствует окрашивание в цитоплазме клеток хозяина, шизонтов и микрогаметоцитов у всех трех изучаемых видов кокцидий. Яркое окрашивание, обусловленное наличием ДНК, сохраняется в их ядрах. В молодых макрогаметах окраска также отсутствует. В средних и крупных макрогаметах *E. arabiana* и *E. bistratum* окрашивание сохраняется в периферических гранулах и нуклеоле, в таких же макрогаметах *E. poljanski* — только в нуклеоле.

обсуждение

Обнаружение первых сегментированных шизонтов *E. arabiana* только через 67—70 час. дает нам основание считать, что к этому времени заканчивает развитие I генерация шизонтов. Наличие в срезах, приготовленных через 90 час., зрелых сегментированных шизонтов и половых стадий позволяет сделать вывод, что часть мерозоитов I генерации дает начало шизонтам II генерации, а часть — гамонтам. Мерозоиты, вышедшие в просвет кишечника, в результате распада шизонтов II генерации вновь внедряются в эпителиальные клетки кишечника и, очевидно, все превращаются в половые стадии. Гаметогония у *E. arabiana* начинается через 80 час. и продолжается до 140—150 час. Первые ооцисты, как указывалось, выделяются через 95 час. Таким образом, одновременно с выделением ооцист в организме хозяина продолжается половой процесс кокцидий.

Жизненный цикл E. arabiana схематически можно представить следующим образом:

спорозоит
$$\rightarrow$$
 $\text{III}_1 \rightarrow \text{M}_1 \rightarrow \text{III}_2 - \text{M}_2$ ма зигота \rightarrow ооциста. 2 \rightarrow ма зигота \rightarrow ооциста

В жизненном цикле *E. bistratum* мы выявили две генерации шизонтов: I генерация шизонтов заканчивает свое развитие через 60—65 час., II — через 80—95 час. Через 93 час. в препаратах можно видеть половые стадии, а через 116 час. выделяются первые ооцисты. В отличие от предыдущего вида, эндогенное развитие происходит последовательно:

спорозоит
$$\rightarrow$$
 III $_1$ \rightarrow M $_1$ \rightarrow III $_2$ \rightarrow M $_2$ $\stackrel{\text{Ma}}{\sim}$ зигота \rightarrow ооциста.

Что касается жизненного цикла E. poljanski, то он протекает по более усложненной схеме.

Мы полагаем, что в жизненном цикле *E. poljanski* четыре генерации шизонтов. І генерация шизонтов заканчивает свое развитие к 60—70-му час. и, видимо, дает начало новой агамной генерации, которая заканчивается к 82—94-му час. Частично мерозоиты ІІ генерации превращаются в гамонты, а частично в шизонты ІІІ генерации (110—120-й час.). К этому времени заканчивают свое развитие половые стадии, образовавшиеся из мерозоитов ІІ генерации, и начинают выделяться ооцисты. Шизонты ІІІ

² Условные обозначения: III — шизонты, М — мерозоиты, Ма — макрогаметы, Ми — микрогаметы, цифры указывают число генераций.

генерации, в свою очередь, дают начало шизонтам IV генерации и гамонтам. Последняя, IV генерация, дает только гамонты. Благодаря наличию четырех генераций значительно растягивается латентный период.

Схематически жизненный цикл E. poljanski можно изобразить так:

спорозоит
$$\rightarrow$$
 $III_1 — M_1 \rightarrow III_2 \rightarrow$

$$\rightarrow M_2 \longrightarrow III_3 \longrightarrow M_3 \longrightarrow III_4 \rightarrow M_4 \nearrow M_{II} \rightarrow \text{зигота} \rightarrow \text{ооциста}$$

$$\rightarrow Ma \rightarrow Mu \rightarrow Mu \rightarrow Mu \rightarrow \text{зигота} \rightarrow \text{ооциста}$$

Несмотря на то что циклы развития *E. arabiana*, *E. bistratum*, *E. poljanski* отличны друг от друга, их эндогенные стадии локализуются в разных участках кишечника и по-разному располагаются в эпителиальных клетках, распределение нуклеиновых кислот в стадиях развития этих паразитов происходит в целом одинаково. Более того, обнаруженные закономерности распределения ДНК и РНК у изучаемых нами видов весьма совпадают с теми, что были известны до сих пор и для других *Eimeria*.

Все стадии изучаемых кокцидий песчанки Виноградова характеризуются наличием в ядре ДНК, выявляемой реакцией Фельгена, кроме макрогамет. Однако в Фельген-негативных ядрах макрогамет ДНК выявлялась

при окраске метиловым зеленым-пиронином.

Фельген-негативность ядра макрогаметы установлена у всех изученных цитохимически видов кокцидий (Хейсин, 1947, 1958, 1960; Pattillo a. Becker, 1955; Ray a. Gill, 1955; Tsunoda a. Ichikawa, 1955; Бейер, 1963; Srivastava, 1967; Качанова, 1969; Гаибова, 1972а, б; Шибалова, 1974). У кишечных кокцидий кролика, кур, грызунов ядро макрогаметы также окрашивается метиловым зеленым (Хейсин, 1958, 1960; Бейер, 1963; Качанова, 1969; Гаибова, 1972а; Шибалова, 1974). Это свидетельствует о наличии в ядре макрогамет высокополимерной ДНК, так как известно, что при реакции Фельгена выявляется только низкополимерная ДНК (Хейсин, 1967).

Цитоплазма мерозоитов, шизонтов, гамонтов, а также кариосома шизонтов и макрогамет всех трех изучаемых нами видов кокцидий обла-

дают высокой базофилией, обусловленной наличием РНК.

Роль РНК следует рассматривать в связи с белковым синтезом, происходящим в эндогенном развитии паразитов. В процессе роста шизонтов, микрогаметоцитов и макрогамет происходит интенсивный белковый синтез, приводящий к значительному увеличению клеточной массы паразита. Так, у кокцидий, паразитов краснохвостой песчанки и сони-полчка во время макрогаметогенеза объем макрогаметы увеличивается в 10—13 раз (Гаибова, 1972а). Еще большее увеличение массы паразита происходит в процессе роста трофозоита (шизонта) *E. tenella* (Бейер и др., 1972). И хотя мы не проводили специального измерения объемов, при визуальном сравнении молодых шизонтов и гамонтов со зрелыми ясно видно значительное увеличение объемов эндогенных стадий.

Следует отметить, что молодые макрогаметы значительно базофильнее, чем взрослые, о чем свидетельствует более интенсивная окраска их цито-

Однако, как было показано методами количественной цитохимии, степень базофилии не говорит об истинном количестве вещества в клетке. В процессе макрогаметогенеза содержание цитоплазматической РНК неуклонно возрастает вплоть до оплодотворения макрогаметы и образования ооцисты (Бейер и Овчинникова, 1964; Гаибова, 19726; Бейер и др., 1972).

Периферические гранулы макрогамет *E. arabiana* и *E. bistratum*, которые впоследствии участвуют в образовании оболочек ооцисты, интенсивно окрашиваются галлоцианином, причем при действии рибонуклеазы

это окрашивание не удаляется. Видимо, РНК находится в тесной связи с белками, что затрудняет ее ферментативное расщепление. Такое же явление наблюдалось в макрогаметах E. shamchorica и E. gliris (паразиты краснохвостой песчанки и сони-полчка) (Гаибова, 1972б). РНК находили и в периферических гранулах E. tenella (Ray a. Gill, 1955).

В макрогаметах E. poljanski соответствующие гранулы дают отрицательную реакцию на наличие РНК. То же самое известно для макрогамет кокцидий кроликов E. intestinalis, E. magna (Хейсин, 1958, 1960; Бейер,

1963) и голубей E. labbeana (Srivastava, 1967).

Таким образом, можно полагать, что оболочки ооцист E. arabiana и $E.\ bistratum$ по своему строению приближаются к таковым у $E.\ sham chorica$ и E. gliris, тогда как E. poljanski в этом плане имеет сходство с кокцидиями кроликов.

В настоящей работе нам представляется преждевременным говорить об особенностях состава периферических гранул макрогамет и, следовательно, о природе оболочек ооцист изучаемых видов кокцидий. Необходимо проведение дальнейших цитохимических исследований жизненного цикла кокцидий песчанок Виноградова.

Литература

Бейер Т. В. 1963. Цитохимическое исследование кишечных кокцидий кролика

при разных условиях их существования в хозяине. Автореф. канд. дисс. Л. (Бейер Т. В. и Овчинникова Л. П.) Веуег Т. V. and Ovchinnikova L. P. 1964. Cytophotometric study of RNA content in the macrogametogenesis of two rabbit intestinal coccidia Eimeria magna and E. intestinalis. Acta

protozool., 2 (33): 323—337. (Бейер Т.В., Шибалова Т.А. и Овчинникова Л.П.) Веуег Т.V., Shibalova T.A. and Ovchinnikova L. P. 1972. A comparative cytofotometrical investigation of the dynamics of cytoplasmic RNA in the endogenous development of Eimeria tenella grown in vivo, in tissue culture and in chick embryo. I. Schizogonous development. Acta protozool., 9 (23): 339—348.

Гаибова Г. Д. 1972а. Сравнительное цитохимическое исследование жизненных циклов некоторых кокцидий грызунов Азербайджана при разных экологических

условиях существования хозяина. Автореф. канд. дисс., Л.
Гаибова Г. Д. 1972б. Цитофотометрическое исследование РНК в растущих макрогаметах Eimeria schamchorica и E. gliris (Sporozoa, Coccidia). Цитолог., 14 (2): 1529—1534.

И с м а и л о в С. Г. 1974. Эндогенные стадии жизненного цикла Eimeria erythrourica Musajev et Alijeva, 1961 (Sporozoa, Coccidia) — паразита краснохвостой песчанки (Meriones erythrourus Gray). Паразитолог., 8 (3): 261—265.

Качанова С. П. 1969. Гистохимическая характеристика Eimeria tenella и неко-

торых тканей хозяина при кокцидиозе. Автореф. канд. дисс., М. а е в М. А. и В е й с о в А. М. 1965. Кокцидии грызуно

торых тканей хозяина при кокцидиозе. Автореф. канд. дисс., М. Мусаев М. А. и Вейсов А. М. 1965. Кокцидии грызунов СССР. Изд. АН АзербССР, Баку: 3—154.

(Мусаев М. А. и Исмаилов С. Г.) Мизаје у М. А. and Ismailov S. G. 1971. Endogenous stages of the life cycle of Eimeria schamchorica Musaje vet Alijeva, 1961 (Sporozoa, Coccidia), the parasite of Meriones erythrourus Gray. Acta protozoolog., 9 (9—14): 223—233.

Пирс Э. 1962. Гистохимия. М.: 1—962.
Ромейс Б. 1953. Микроскопическая техника. М.: 1—718.

Шибалова Т. А. 1974. Культивирование, ультраструктура и цитохимия кокцидий кур. Автореф. докт. дисс., Л.: 1—32.

Хейсин Е. М. 1947. Кокцидии кишечника кролика. Уч. зап. Лен. Гос. пед. инст. им. Герцена, 51: 1—255.

(Хейсин Е. М.) Сheissin E. М. 1958. Cytologische untersuchungen verschie-

- (X ейсин Е. М.) Che issin E. M. 1958. Cytologische untersuchungen verschiedener stadien des lebenscyclus des kaninchencoccidien. I. Eimeria intestinalis
- F. Cheissin 1948. Archiv Protisten. 102 (3/4): 265—290.

 X ейсин Е. М. 1960. Цитологическое исследование жизненного цикла кокцидий кролика. 2. Eimeria magna Perard, 1924. В сб.: Вопр. цитолог. и протистолог., Л.: 258—276. Хейсин Е. М. 1967. Жизненные циклы кокцидий домашних животных.

Nag. «Наука», JI.: 5—191.

Pattillo W. H. and Becker E. R. 1955. Cytochemistry of Eimeria brunetti and E. acervulina of the chicken. J. Morphol., 96:61—96.

Ray H. N. and Gill B. S. 1955. Observations on the nucleic acids of Eimeria tenella Railliet and Lucet, 1891, Indian. J. Veterin. Sci., 25 (1):17—27.

Srivastava H. K. 1967. Role of nucleic acids and proteins in the life cycle of Eimeria labbeana Pinto, 1928, with a review of the opinions regarding the DNA in macrogametocytes. La cellule, 66, (3):363—376.

Todd K.S. and Hammond D.M. 1968a. Life cycle and host specificity of Eimeria callospermophili Henry, 1932 in the uinta ground squirrel, Spermophilus armatus. J. Protozoolog., 15 (1): 1-8.

Todd K.S. and Hammond D.M. 1968b. Life cycle and host specificity of Eimeria larimerensis Vetterling, 1964, from Uinta ground squirrel Spermophilus arma-

tus. J. Protozoolog., 15 (2): 268-275.

Todd K. S. and Lepp D. L. 1971. The life cycle of Eimeria vermiformis Ernst, Chobotar and Hammond, 1971, in the mouse Mus musculus. J. Protozoolog., 18 (2): 332-337.

Ts u n o d'a K. and Ichika wa O. 1955. Histochemical studies of chicken coccidia (Eimeria tenella). On the nucleic acids, polysaccharides and phosphomonoesterases in their several development stages. Experim. Rep. Governm. Experim. Station for Animal Hyg., 29:73-75.

LIFE CYCLES AND DISTRIBUTION OF NUCLEIC ACIDS IN THE ENDOGENOUS STAGES OF COCCIDIA (COCCIDIIDA, EIMERIIDA) OF THE MERIONES VINOGRADOVI

M. A. Musajev, S. G. Ismailov, G. D. Gaibova

SUMMARY

Studies were undertaken of the life cycles of three intestinal coccidia: Eimeria arabiana, E. bistratum and E. poljanski, parasites of meriones vinogradovi. The number of the asexual generations, the period of appearance of the endogenous stages and the first oocysts, localization were determined. The successive phases of the growth and development of schizonts of different generations, macrogametes and microgametocytes were described. The distribution of DNA and RNA in different endogenous stages of three kinds of coccidia were studied by methods of cytochemistry.

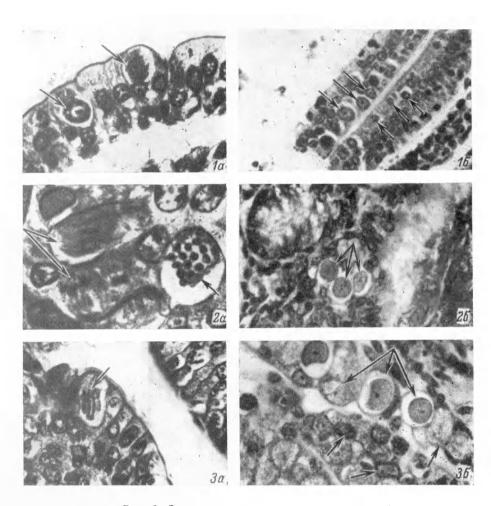


Рис. 2. Эндогенные стадии развития кокцидий.

E, arabiana: Ia — шизонт и макрогамета через 90 час., $\times 630$; I6 — макрогаметы разных возрастов через 90 час., $\times 420$. E. bistratum: 2a — шизонты через 70 час., $\times 900$; 26 — макрогаметы через 93 час., $\times 420$. E. poljanski: 3a — шизонт через 94 час., $\times 630$; 36 — макрогаметы и микрогаметоциты разных возрастов через 144 час., $\times 420$. (Рис. 1a, 2a, 3a — окраска гематоксилином Гейденгайна; рис. 16, 26, 36 — окраска гематоксилином 16,